

# La fourmilière des fourmis des bois

Daniel Cherix<sup>1,4</sup>, Anne Freitag<sup>2</sup>, Arnaud Maeder<sup>3</sup> et Christian Bernasconi<sup>1,4</sup>

Bull. Murithienne 125: 73-87 (2008)



125 • 2007  
Page 73

Parmi les constructions réalisées par des insectes dans les régions tempérées, les fourmilières des fourmis des bois sont parmi les plus spectaculaires. Pour abriter leurs sociétés, les fourmis des bois (*Formica* sous-genre *Formica*, groupe *rufa*) construisent de grands dômes de matériel végétal sec (aiguilles de conifères, brindilles, tiges de graminées...). Selon les espèces, le milieu colonisé et la nature des matériaux disponibles, la forme et la taille du nid peuvent varier, mais la fonction reste toujours la même: assurer un abri pour les fourmis et un climat favorable pour le développement de leur couvain (œufs, larves et nymphes). Grâce à des expériences menées dans le Jura suisse, nous décrivons dans cet article quelques aspects importants de la dynamique de la construction de la fourmilière chez *Formica paralugubris*. Nous présentons en outre en introduction un historique des précurseurs qui se sont intéressés aux fourmilières et un survol des connaissances acquises jusqu'à nos jours.

Das Nest der hügelbauenden Waldameisen. Unter den Bauten von Insekten, in der gemässigten Klimazone konstruiert, gehören die Nester der Ameisen wohl zu den spektakulärsten. Um ihre Kolonien zu beherbergen, bauen die Waldameisen (*Formica*, Untergattung *Formica*, Arten der Gruppe *rufa*) grosse Kuppeln aus trockenem Pflanzenmaterial (Koniferennadeln, Reisig, Grasstengel...). Je nach Art, Biotop und Natur des zur Verfügung stehenden Baumaterials, können Grösse und Form des Nestes variieren aber die Funktion bleibt immer dieselbe: Schutz bieten für die Ameisen und ein günstiges Mikroklima schaffen für die Entwicklung der Brut (Eier, Larven und Nymphen). Nach den im Schweizer Jura durchgeführten Versuche, beschreiben wir in diesem Artikel einige wichtige Aspekte der Dynamik in der Konstruktion des Nestes von *Formica paralugubris*. Einleitend präsentieren wir auch einen historischen Rückblick der Vorgänger, die sich für die Ameisennester interessierten und geben einen Überblick über die bis jetzt erworbenen Kenntnisse.

## Mots clés

fourmis des bois,  
fourmilières,  
*Formica*

## Schlüsselwörter

hügelbauende Waldameisen,  
Nester,  
*Formica*

<sup>1</sup> Musée de zoologie, Palais de Rumine, Place de la Riponne 6 CP, 1014 Lausanne, Suisse. daniel.cherix@unil.ch

<sup>2</sup> Musée de zoologie, Palais de Rumine, Place de la Riponne 6 CP, 1014 Lausanne, Suisse. anne.freitag@vd.ch.

<sup>3</sup> Musée d'histoire naturelle, Av. Léopold-Robert 63, 2300 La Chaux-de-Fonds, Suisse. arnaud.maeder@ne.ch

<sup>4</sup> Département d'Ecologie et d'Evolution, Université de Lausanne, Biophore, 1015 Lausanne, Suisse. christian.bernasconi@unil.ch

## INTRODUCTION

Parmi les fourmilières les plus caractéristiques des zones tempérées, les constructions édifiées par de nombreuses espèces de fourmis du genre *Formica* sont sans aucun doute les plus spectaculaires, en tout cas du point de vue visuel. Les fourmis des bois (genre *Formica*, sous-genre *Formica* sensu stricto, groupe *rufa*<sup>5</sup>) érigent des fourmilières, généralement de grande taille, qui se caractérisent par l'utilisation de matériel végétal sec (fig. 1). Ces espèces ne sont cependant pas les seules à utiliser ce type de matériel pour construire leur nid. Sur le continent

européen, on peut aussi mentionner les espèces du sous-genre *Coptoformica* (par exemple *Formica exsecta*) reconnaissables à leurs fourmilières de taille généralement plus modeste, constituées de matériel végétal plus fin et qui sont le plus souvent situées en milieux ouverts (fig. 2). L'unique espèce du sous-genre *Raptiformica*, *Formica sanguinea*, est un cas un peu particulier. Suivant les conditions locales, ses fourmilières peuvent ressembler à celles des fourmis des bois, mais les nids sont le plus souvent peu élaborés et ne comprennent quasiment pas de matériel végétal. Ce sont des nids de terre, avec ou sans dôme, parfois sous les pierres ou dans le bois pourri (fig. 3).

Dans le cadre de cet article, nous traiterons spécifiquement des fourmilières de *Formica* sensu stricto. Nous proposerons un rappel historique des précurseurs qui se sont intéressés à ces constructions et des connaissances acquises jusqu'à présent (voir COTTI 1996). Plutôt qu'un article exhaustif de tous les travaux effectués sur le sujet, nous ferons un survol des thèmes principaux et des grands noms de la myrmécologie, en nous attardant sur certains aspects moins connus. Nous présenterons en outre quelques données originales concernant les fourmilières de *F. paralugubris*. Cette espèce de fourmis des bois, que nous avons particulièrement étudiée depuis de nombreuses années dans le Jura suisse (voir CHERIX *et al.* 2004, CHERIX *et al.* 2006), présente certaines adaptations tout à fait originales que nous évoquerons ici. Auparavant, une brève présentation des espèces de fourmis des bois présentes en Valais nous permettra de mesurer la richesse de ce canton.

## Les fourmis des bois en Valais

Jusqu'en 1996, la faune myrmécologique de Suisse comptait sept espèces de fourmis considérées comme des fourmis des bois et regroupées dans le sous-genre *Formica* sensu stricto (*Formica rufa* L. 1758, *F. polyctena* Förster 1850, *F. pratensis* Retzius 1783, *F. lugubris* Zetterstedt 1840, *F. aquilonia* Yarrow 1955, *F. truncorum* F. 1804, *F. uralensis* Ruzsky 1895). Parmi ces espèces, *Formica uralensis* est maintenant considérée comme disparue



FIGURE 1 – Fourmilière typique de fourmis des bois (*Formica paralugubris*). – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI

FIGURE 2 – Dôme de *Formica (Coptoformica) exsecta*. – PHOTO DANIEL CHERIX

FIGURE 3 – Fourmilière de *Formica (Raptiformica) sanguinea*. – PHOTO ANNE FREITAG

FIGURE 4 – Nid de *Formica lugubris* sur une vieille souche, Zermatt. – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI

### NOTE

<sup>5</sup> Suivant GOROPASHNAYA *et al.* (2004), les espèces suivantes font partie du groupe *rufa*: *F. polyctena*, *F. rufa*, *F. pratensis*, *F. lugubris*, *F. paralugubris*, *F. aquilonia*, alors que *F. truncorum* et *F. uralensis* n'en font pas partie.





Fig. 4



et *F. truncorum* diffère morphologiquement des autres espèces. Or suivant les travaux de GOROPASHNAYA (2004), ces deux espèces n'appartiennent en fait pas au groupe *Formica rufa*. En 1996, Seifert décrivait une nouvelle espèce (*Formica paralugubris*) sur la base de matériel provenant du Jura vaudois. Cette description faisait suite à une série de travaux qui avaient mis en évidence des différences au niveau phéromonal, enzymologique et comportemental au sein de l'espèce *Formica lugubris* (ROSENGREN & CHERIX 1981, CHERIX 1983, PAMILO *et al.* 1992). Le groupe *Formica rufa* est donc composé aujourd'hui de 6 espèces (voir note 5).

Le canton du Valais n'a pas fait l'objet de recherches intensives sur les fourmis des bois. Kutter, qui a entrepris, avec l'aide des forestiers, un échantillonnage des fourmis des bois à travers la Suisse, indique la présence en Valais de *F. rufa*, *F. polyctena*, *F. lugubris* s.l.<sup>6</sup> et *F. pratensis* (KUTTER 1961, 1962, 1977). Au cours des dernières années, nous avons commencé à récolter des données plus précises sur la distribution des fourmis des bois en Suisse. D'après nos observations et différentes données provenant des collections du musée de zoologie à Lausanne, le Valais abrite 5 des 6 espèces composant le groupe *Formica rufa* à savoir : *F. rufa*, *F. polyctena*, *F. pratensis*, *F. lugubris* s.str.<sup>7</sup> (fig. 4) et *F. paralugubris*. Seule *F. aquilonia* fait défaut. Cette espèce possède une distribution assez particulière puisqu'elle ne se rencontre qu'en Engadine au niveau Suisse (KUTTER 1977). Les trois premières espèces vont plutôt

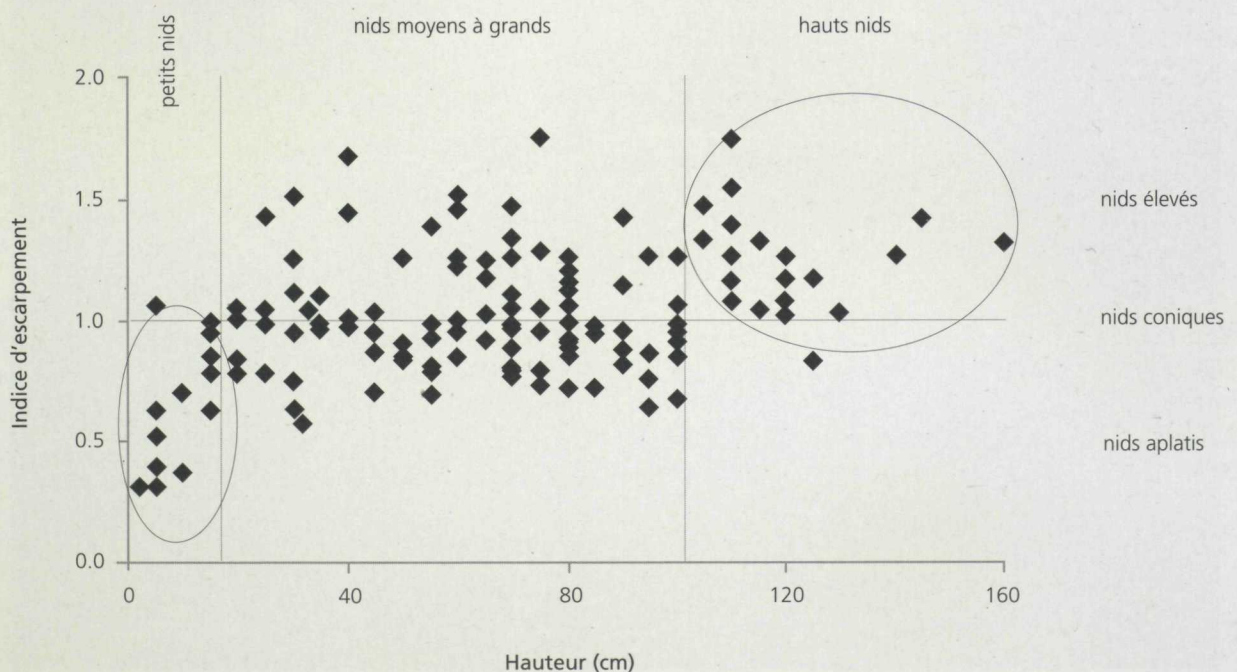
coloniser la plaine et les coteaux, dépassant parfois 1000 m d'altitude, alors que les deux dernières espèces sont plutôt caractéristiques des étages montagnard et subalpin, en restant principalement liées à la présence de la forêt. Outre les espèces de fourmis des bois à proprement parler, nous pouvons également signaler la présence de *Formica truncorum*, espèce rare en Suisse, et *Formica sanguinea*. Nos données ne nous permettent cependant pas de présenter des cartes de distribution détaillée des fourmis des bois en Valais. Il serait souhaitable, compte tenu de la protection dont jouissent ces fourmis à l'échelon fédéral, d'envisager un recensement plus intensif dans les années à venir. Une telle étude s'inscrirait parfaitement dans le contexte des recherches actuellement menées sur les fourmis des bois (voir par exemple CHERIX *et al.* 2007) et du travail en cours de réactualisation de la Liste rouge.

#### NOTES

<sup>6</sup> *Formica lugubris* sensu lato = *F. lugubris* + *F. paralugubris*. Dénomination utilisée pour désigner les spécimens identifiés avant la description de l'espèce *F. paralugubris*.

<sup>7</sup> *Formica lugubris* sensu stricto = uniquement l'espèce *lugubris*.

FIGURE 5 – Indice d'escarpement des nids (= hauteur/rayon) en fonction de leur hauteur chez *F. paralugubris* dans le Jura suisse.





## HISTORIQUE DE L'ÉTUDE DE LA FOURMIÈRE

### Les grands précurseurs

De nombreux auteurs ont parlé des fourmières de fourmis des bois. On peut citer tout d'abord REAUMUR (1683-1757) qui, dans son manuscrit resté ignoré dans les Archives de l'Académie des Sciences jusqu'à sa découverte en 1926 par W. M. Wheeler, en fait une description tout à fait originale (REAUMUR 1928). Il y indique même une particularité récemment réinterprétée sur la fonction de la résine récoltée par les fourmis des bois (CHRISTE et al. 2003, CHAPUISAT et al. 2007). Il parle ainsi de la fourmière : «...Entre les fourmières de ce pays qui sont des habitations à demeure, celles qui se font le plus remarquer par la grosseur de leur masse et par le nombre de leurs habitants, sont principalement composées de brins de bois sec, mis les uns sur les autres; elles sont construites par des fourmis brunes de la plus grande espèce de notre climat...». Dans son manuscrit, Réaumur parle vraisemblablement de plusieurs espèces différentes de fourmis des bois. Il signale notamment que l'on trouve souvent des nids dans des endroits découverts, faisant probablement référence à *F. pratensis*. Il évoque d'autres fourmières placées à côté d'arbres au milieu des bois, ce qui correspond plus aux espèces de plaine *F. rufa* et *F. polyctena*, au moins dans les forêts de l'Île-de-France concernées par ses écrits. Réaumur indique aussi que la fourmière doit contribuer à entretenir la chaleur et que la construction épigée ne représente qu'une partie de l'édifice qui se poursuit sous la surface du sol. Ces éléments pertinents se retrouvent dans l'ouvrage de Pierre HUBER (1810) qui fait une description tout à fait minutieuse de l'intérieur de la fourmière, remarquant notamment une certaine stratification du matériel de construction, les plus gros éléments comme les brindilles se trouvant à l'intérieur de la fourmière. Cependant, l'essentiel des observations de Huber porte sur l'activité des ouvrières à la surface des fourmières et sur l'aménagement des ouvertures. Par la suite, FOREL (1874), reprenant les observations d'Huber qu'il commente avec éloge, apporte un certain nombre d'éléments nouveaux sur la forme, le matériel de construction et surtout l'organisation intérieure des fourmières. Il distingue trois types principaux de fourmières : le type *rufa*, le type *exsecta* et le type *sanguinea*, qui correspondent aux trois sous-genres de *Formica* cités plus haut. Il parle aussi de l'évolution de la forme et de l'abandon de la fourmière par ses habitants lorsque l'humidité est trop élevée.

### Recherches sur la structure de la fourmière

Au XX<sup>e</sup> siècle, de nombreux chercheurs se sont intéressés aux nids des fourmis des bois. C'est le cas notamment de GÖSSWALD (1932, 1989). Il décrit la fourmière de fourmis des bois comme un «nid combiné» composé

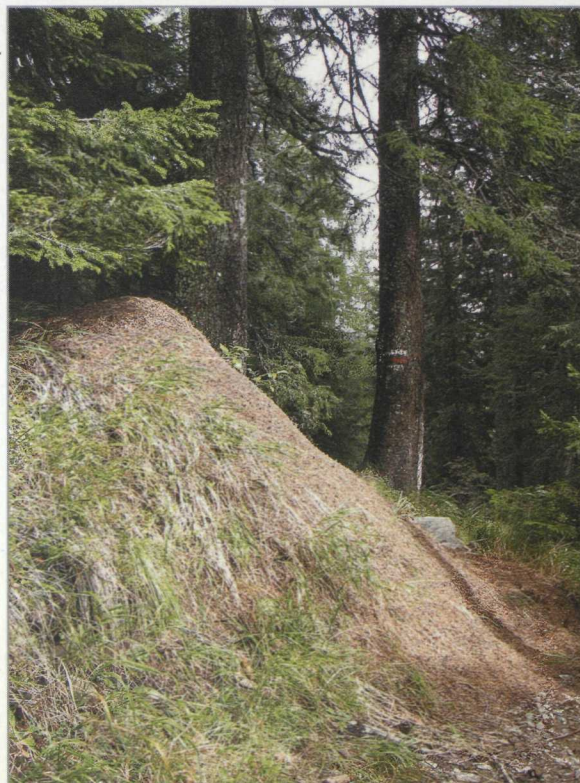


FIGURE 6 – Fourmière dont le matériel de construction «coule» en bas du talus. – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI

d'une coupole faite de matériel végétal sec et d'une partie souterraine se trouvant dans la couche d'humus et pouvant atteindre la couche minérale du sol, parfois à plus de deux mètres de profondeur, frôlant même la nappe phréatique. Toujours selon Gösswald, les fourmières sont le plus souvent construites autour d'une souche d'arbre, ce qui toutefois ne semble pas être le cas pour *F. pratensis*. Plus tard, CHAUVIN (1958, 1959a, 1959b, 1960) s'est intéressé au comportement de construction chez *F. rufa* et notamment à la régularité du dôme et aux facteurs qui gouvernent la forme et la structure du nid. Il constate que les fourmis ont tendance à porter le matériel au sommet du nid, à combler très rapidement toutes dépressions et à araser tout monticule nouveau, lui conférant ainsi une forme régulière et arrondie. KLOFT (1959), dans son travail consacré aux capacités de construction des fourmis des bois, met en évidence un véritable mouvement cyclique du matériel à la surface de la fourmière. En teintant des aiguilles avec différentes couleurs, il constate que les matériaux colorés sont d'abord incorporés au nid puis, au bout d'un temps plus ou moins long, réapparaissent à la surface.

De nombreux travaux concernant les fourmières de fourmis des bois ont été publiés en langue russe et demeurent malheureusement inaccessibles pour un public non russophone, à l'exception du travail de DLUSSKY (1967) traduit en anglais et traitant du genre *Formica*.



PAVAN (1959, 1981) et WISNIEWSKI (1967) ont étudié le type de matériel utilisé dans la construction des fourmilières. Pavan décrit le matériel habituellement utilisé par *F. lugubris* dans des forêts de mélèzes ou après transplantations des nids dans des pinèdes et des hêtraies, et par *F. rufa* dans des forêts de feuillus ou de résineux. Wisniewski a échantillonné dix fourmilières, prélevant du matériel à la surface et à l'intérieur de chaque fourmilière. Il observe que la quantité d'aiguilles et de matériaux inorganiques diminue au fur et à mesure que l'on pénètre dans la fourmilière.

Le calcul du volume des fourmilières a été discuté par OTTO & PARASCHIVESCU (1968) et GÖSSWALD (1978) et différentes formules ont été proposées. CEUSTERS (1980) et CEUSTERS & VAN FRAUSUM (1984) ont proposé d'utiliser un indice d'escarpement : il s'agit du rapport entre la hauteur et le rayon du nid (calculé d'après la circonférence). Cet indice, qui varie entre 0 et 2, nous renseigne sur la forme générale du nid. On peut ainsi définir des nids aplatis, des nids coniques et des nids élevés. Nous avons mesuré plus de 150 fourmilières d'une super-colonie de *F. paralugubris*<sup>8</sup> située dans une pessière du Jura suisse. La figure 5 donne une bonne idée de l'allure des fourmilières. On y distingue trois groupes de nids, en fonction de leur hauteur et de leur indice d'escarpement. Les petits dômes, mesurant moins de 25 cm de hauteur, sont plutôt aplatis, c'est le début de la phase de croissance ou ce sont des «nids saisonniers» (voir ci-dessous). Les nids moyens à grands présentent une forme souvent conique, avec une hauteur qui se rapproche du rayon. Certains sont déjà assez élevés et présentent un indice d'escarpement proche de 1.5. Les nids dépassant un mètre de hauteur sont presque toujours de type élevé, avec un indice d'escarpement supérieur à 1. La présence de nids particulièrement hauts dans le Jura est une conséquence de la présence d'une couronne de tourbe qui maintient et rigidifie le dôme (voir ci-après). Pour des fourmilières classiques, la croissance en hauteur est limitée par la chute des brindilles qui glissent en bas du dôme à cause de la pente de la fourmilière (voir fig. 6). Au-delà d'un mètre de hauteur, seuls des nids retenus par une couronne de tourbe peuvent continuer de croître : leur diamètre n'augmente plus, mais ils peuvent encore gagner en hauteur. Les nids particulièrement élevés sont généralement assez âgés, la

transformation du matériel du nid en tourbe prenant plusieurs années pour s'opérer. Ces nids n'abritent pas forcément une population très importante, la partie basse du nid étant peu occupée.

La taille du nid peut être simplement liée à sa fonction et ne pas être directement corrélée à son âge. Alors qu'un nid de grande taille avec accumulation de tourbe est probablement très âgé, un nid de taille moyenne peut aussi avoir un âge avancé. Au sein de la super-colonie, les plus grands nids (hauteur > 1.20 m avec de cinq à huit pistes), dits «fourmilières mères», sont reliés avec les «fourmilières filles» (hauteur de 0.80 à 1.20 m avec de trois à cinq pistes), elles-mêmes reliées aux «fourmilières débutantes» (jeunes) ou «saisonnières» (occupées seulement durant la pleine saison d'activité en été). Cette adaptation fonctionnelle des fourmilières permet de redistribuer la nourriture et les individus en fonction des besoins et de pallier la pauvreté du milieu en ressources. La super-colonie peut donc subsister au sein d'un grand territoire au climat très rude (CHERIX 1981).

## Histoire de la thermorégulation

Assez peu de travaux ont été consacrés à la construction proprement dite des fourmilières et à la structure du nid (CHERIX 1982), mais beaucoup traitent des aspects liés à la thermorégulation. C'est HUBER (1810) qui fut l'un des premiers à suggérer que la fonction principale de la fourmilière de fourmis des bois était de conserver la chaleur. Les plus anciennes données de mesures comparatives de températures sont celles de MAYR (1855) sur des nids de *F. rufa*. Mais c'est STEINER (1924) qui fut l'un des premiers à mesurer les températures à l'intérieur des fourmilières et qui montra que la température intérieure était différente de celle de l'air ambiant et du sol. Plus tard, RAIGNIER (1948) va démontrer que les fourmis des bois, en particulier

FIGURE 7 – Fourmilière de *Formica pratensis* présentant un dôme assez aplati. – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI

FIGURE 8 – Dôme de *Formica pratensis* dans un pâturage, avec une belle couronne de végétation. – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI

FIGURE 9 – Dômes de *Formica rufa*. – PHOTO ANNE FREITAG

FIGURE 10 – Fourmilière de *Formica polyctena*, entourée d'une très large zone de terre remuée. – PHOTO ANNE FREITAG

FIGURE 11 – Dôme élevé de *Formica aquilonia*, caractéristique des fourmis des bois de montagne, Parc National Suisse. – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI

FIGURE 12a, 12b – Coupe à travers une fourmilière de *Formica paralugubris*, dans le Jura suisse. On distingue la couronne de tourbe sur les côtés du nid. – PHOTO DANIEL CHERIX

### NOTE

<sup>8</sup> Colonie particulièrement imposante comprenant 1200 fourmilières reliées les unes aux autres par 100 km de pistes sur un territoire de 70 hectares.

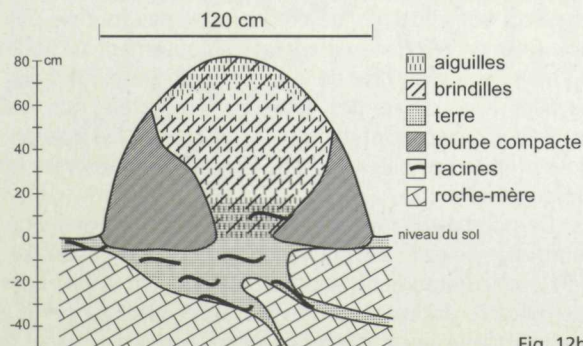
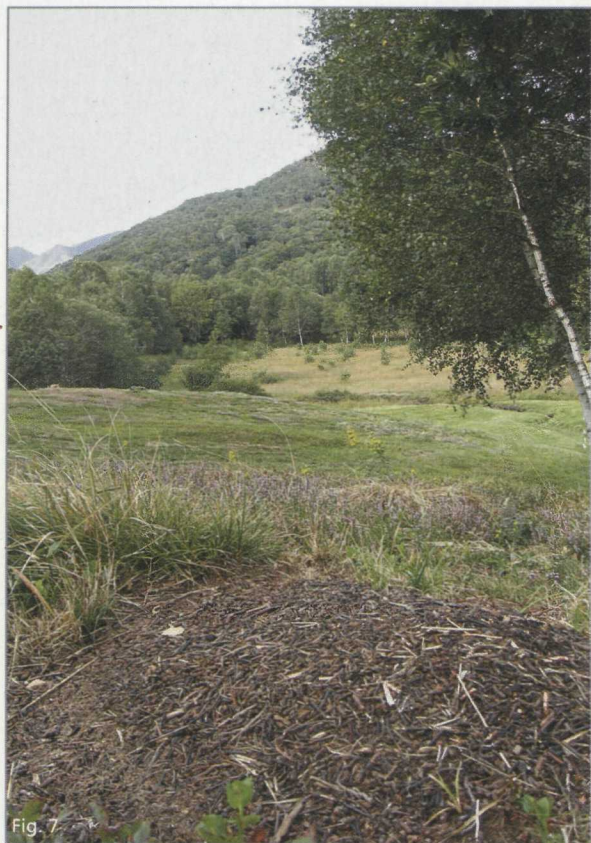


Fig. 12b







*F. polyctena*, maintiennent dans les fourmilières une température relativement constante, comprise entre 23 et 30°C durant l'été. Un résumé historique des différentes hypothèses à ce sujet se trouve dans le travail de KNEITZ (1964). Les théories suivantes furent formulées pour expliquer ce phénomène :

- Théorie de la fermentation (WASMANN 1909) : chaleur produite par la décomposition du matériel végétal de la fourmilière.
- Théorie des dômes (FOREL 1897, 1920) : la fourmilière fonctionne comme un capteur solaire et un accumulateur de chaleur.
- Théorie des transferts de chaleur (ZAHN 1958) : certaines fourmis servent de vecteurs thermiques.
- Théorie de la chaleur métabolique (voir GÖSSWALD 1989) : chaleur produite par le métabolisme des fourmis (respiration, digestion du miellat).

Aujourd'hui, le phénomène de régulation de la température à l'intérieur des fourmilières de fourmis des bois n'est toujours pas entièrement résolu (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). La forme et la couleur du nid jouent un rôle important pour la fourmilière qui fonctionne comme capteur solaire, principalement durant les périodes plus froides au printemps. On remarque que dans les régions où le climat est plutôt frais, les fourmilières présentent une orientation préférentielle au sud-est, bénéficiant ainsi de l'ensoleillement en début de journée. Cette orientation a d'ailleurs souvent servi, dans les temps anciens, de boussoles aux bergers et autres habitants des forêts de montagne. La couche extérieure de la fourmilière joue le rôle d'isolant, évitant une perte importante de l'humidité et de la chaleur créées à l'intérieur du nid à une profondeur variant entre 20 et 30 cm depuis le sommet. L'utilisation d'aiguilles de conifères et de matériel végétal, empilés à première vue de manière désordonnée, protège non seulement la fourmilière de l'érosion par la pluie, mais les espaces vides que crée l'empilement de ce matériel emprisonnent de l'air et procurent une meilleure isolation. HUBER (1810) avait remarqué que même après plusieurs jours de fortes pluies, seuls les premiers centimètres du dôme étaient humides. Le rôle de collecteur de chaleur de la fourmilière n'explique toutefois pas à lui seul la température élevée régnant à l'intérieur. Celle-ci dépend aussi de la production interne de chaleur d'origine métabolique et de la fermentation du matériel de construction. Suivant COENEN-STASS *et al.* (1980), la chaleur produite par la décomposition du matériel à l'intérieur du nid est beaucoup plus importante que celle produite par les ouvrières elles-mêmes. Ces conclusions ont été remises en cause par ROSENGREN *et al.* (1987) qui attribuent la plus grande part de la chaleur produite à l'intérieur de la fourmilière aux ouvrières elles-mêmes. Nos observations menées chez *F. paralugubris* dans le Jura suisse (CHERIX 1981) vont également dans ce sens. Ainsi, après une série de plusieurs jours pluvieux et froids ayant entraîné une très forte réduction de l'activité des ouvrières à l'extérieur, nous avons constaté une diminution marquée de la tempéra-

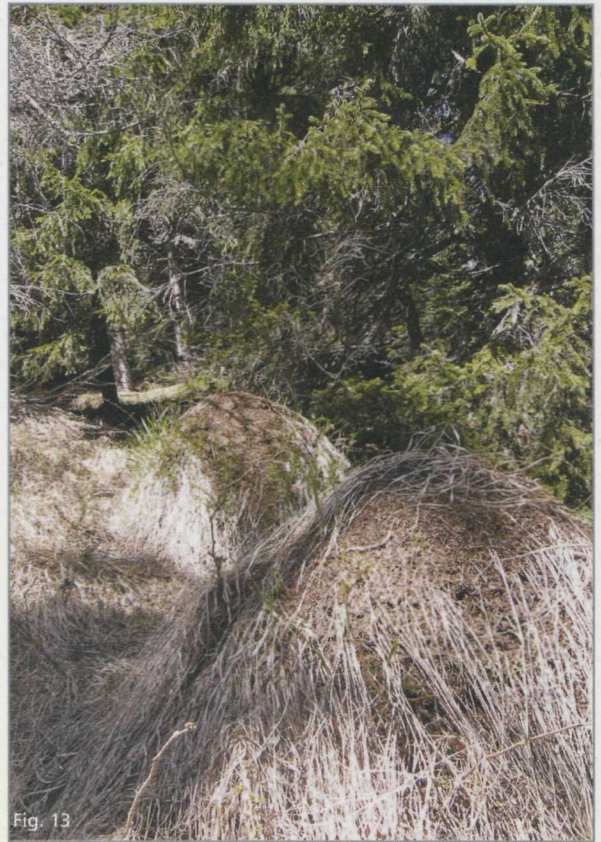


FIGURE 13 – La végétation colonise souvent la couronne de tourbe présente dans certaines fourmilières. Seul le haut du dôme est travaillé par les ouvrières et dégagé. – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI

ture intérieure. Cette baisse de température ne peut s'expliquer que par la diminution de l'apport de miellat dont la consommation par les individus à l'intérieur de la fourmilière permet de produire une chaleur métabolique suffisante pour maintenir pendant toute la période d'activité une température comprise entre 25 et 30°C. Cette thermorégulation active permet ainsi aux espèces de fourmis des bois de réduire le temps de développement du couvain et de produire un nombre élevé d'ouvrières au cours de la saison. Certaines fourmilières, notamment celles de *F. polyctena*, peuvent contenir une population atteignant trois millions d'individus (GÖSSWALD 1989).

## Les principaux types de fourmilières

S'il est facile de reconnaître une fourmilière de fourmis des bois sans être un spécialiste, seule une grande pratique permet de l'attribuer à la bonne espèce. Outre les caractéristiques spécifiques, de très nombreux éléments influencent la taille et la forme des fourmilières. Les principaux facteurs sont le climat régional, le type de sol, la « microtopographie » locale ainsi que le type de végétation, ce que CEUSTERS (1977, 1980) définit comme le « caractère » du biotope. A ces éléments viennent





FIGURE 14 – Nid de *Formica truncorum* appuyé contre un vieux tronc.  
– PHOTO DANIEL CHERIX

s'ajouter la taille de la population, la structure sociale ou même le propre poids des fourmis (GILEV 2000). Si de nombreuses publications traitent de ce thème dans la littérature scientifique, c'est à GÖSSWALD (1989) que l'on doit une synthèse relativement récente consacrée aux nids de fourmis des bois. On peut ainsi relever quelques tendances chez les principales espèces.

#### *Formica pratensis*

Nid de taille moyenne, en milieu ouvert, composé de matériel végétal variable, généralement sans aiguilles de conifères.

*Formica pratensis* s'installe le plus souvent en milieu ouvert, sur des talus de routes, en bordure de haies ou beaucoup plus rarement en lisière de forêt. Le nid ne dépasse guère 50 à 70 cm de hauteur et est caractérisé par du matériel végétal assez variable, comme des chaumes de graminées et autres morceaux de végétaux. Ces fourmilières ne comportent parfois pas trace d'aiguilles de conifères. On peut distinguer deux types bien différents de nids. Le premier, qui est construit sur un sol assez meuble voire sablonneux, se caractérise par une zone de terre ou de sable dégagé entourant le dôme

(fig. 7). Le deuxième type, plus caractéristique des talus de routes ou des terrains en pente, comprend une partie centrale faite de matériel végétal entourée par une couronne de végétation (fig. 8). Ces nids, qui peuvent atteindre plus de 50 cm de haut, sont souvent situés dans des milieux perturbés par les fauches répétitives. Ce type de construction pourrait être une réponse à ces perturbations ou pourrait résulter de l'occupation d'anciens nids de fourmis comme ceux de *Lasius flavus*, espèce pionnière le long des talus de routes.

#### *Formica rufa*, *F. polyctena*

Nid assez élevé en lisière de forêt, recouvert d'aiguilles de conifères, ou plutôt aplati avec une zone de terre remuée en forêt.

La fourmilière de *Formica rufa* est nettement plus caractéristique et se situe le plus souvent en lisière ou même à l'intérieur de la forêt. Suivant la taille de la population et les conditions locales, le nid peut atteindre facilement un mètre de hauteur, voire parfois beaucoup plus. Il est presque exclusivement recouvert d'aiguilles de conifères de la base au sommet (fig. 9). Son allure élevée le distingue du nid de *F. polyctena* qui est souvent plus aplati. Certaines fourmilières de *F. polyctena* sont assez élevées (en particulier les nids installés dans des forêts assez denses et sombres), mais elles possèdent alors une très





large base pouvant atteindre facilement une dizaine de mètres de circonférence. Les ouvrières de *F. polyctena* creusent plus volontiers des galeries dans la terre que celles de *F. rufa*, de sorte que le dôme est parfois entouré d'une zone de terre remuée très importante dans laquelle on peut s'enfoncer si l'on s'en approche (fig. 10).

#### *Formica lugubris, F. paralugubris, F. aquilonia*

Nids souvent élevés, les plus grands comportant parfois une couronne de tourbe, recouverts d'aiguilles de conifères, en altitude (forêt, pâturage boisé).

Les fourmilières les plus élevées appartiennent aux espèces d'altitude (fig. 11), comme *F. lugubris*, *F. paralugubris* ou *F. aquilonia*. Elles peuvent, selon les régions, atteindre 1.80 m ! Si ces nids sont très élevés, c'est que la partie hypogée est souvent limitée par la présence de la roche-mère très proche de la surface qui empêche de creuser très profondément. Dans ce cas, il n'y a pas de zone de terre remuée en périphérie de la fourmilière. Dans le Jura suisse, nous avons pu mettre en évidence la présence d'une couronne de tourbe s'élevant du sol jusqu'à la moitié environ de la partie épigée (fig. 12) (CHERIX 1982). A notre avis, cette tourbe compacte joue plusieurs rôles: soutien de la fourmilière, isolation thermique et protection de la société. Cette structure se rencontre dans les zones froides avec d'abondantes précipitations (de l'ordre de 2000 mm par année dans le Jura suisse), où le matériel de construction du nid est rapidement altéré par les précipitations et la couverture neigeuse. Au fur et à mesure du développement de la fourmilière, les fourmis abandonnent les parties extérieures. Puis, petit à petit, le ruissellement de l'eau et la pression de la neige provoquent le tassement et l'altération du matériel non renouvelé, créant ainsi une sorte de tourbe compacte. Seule la partie supérieure et centrale est travaillée par les ouvrières (fig. 13) et il est facile de constater que l'ensemble des ouvertures se situent dans cette zone, alors que pour des fourmilières situées sous des climats moins rudes, les ouvertures se retrouvent presque jusqu'au niveau du sol.

#### *Formica truncorum*

Nid plutôt allongé, souvent appuyé contre un support, composé d'aiguilles de conifères.

A côté de ces différents types de fourmilières de fourmis des bois, on peut encore signaler les nids de *F. truncorum*. Ces fourmilières sont rarement élevées, mais le plus souvent allongées et appuyées le long de rochers

FIGURE 15 – Il n'est pas rare que les fourmis installent leur nid sur des tas de bois. – PHOTO ANNE FREITAG

FIGURE 16 – Fourmilière colonisant le creux d'une vieille souche. – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI

FIGURE 17 – Fourmilière traversée par les branches multiples d'un arbuste. – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI





FIGURE 18 – Détail du matériel de construction. De gauche à droite et de haut en bas : aiguilles de pin ; chaumes de graminées et autres végétaux secs ; rameaux de mélèzes ; enveloppes foliaires de hêtre. – PHOTOS ANNE FREITAG ET CHRISTIAN BERNASCONI

(fig. 14). Toujours constituées d'aiguilles de conifères, elles se reconnaissent le plus souvent au premier coup d'œil, si vous avez la chance de rencontrer cette espèce relativement rare en Suisse, en France et en Belgique.

## Variabilité

Si l'on peut à première vue distinguer plusieurs types de fourmilières chez les fourmis des bois, il faut toutefois se rappeler que la forme et la taille des nids varient énormément au sein d'une même espèce et que les facteurs locaux jouent un rôle très important. Comme l'indique CEUSTERS (1980), le caractère du biotope s'exprime dans la forme du nid. Il est possible de comparer les fourmilières de la même espèce dans des conditions proches, mais il est important de tenir compte des facteurs de variation lorsque l'on compare des fourmilières entre milieux différents. Par exemple, Klimetzek a montré que l'insolation du nid est particulièrement importante (KLIMETZEK & WELLENSTEIN 1970, KLIMETZEK 1973). Les nids sont donc généralement orientés au sud, mais en plus, les fourmilières élevées bénéficient d'un meilleur ensoleillement que les nids plats. La forme du nid est ainsi influencée par les conditions locales de lumière et il peut être hasardeux de vouloir comparer le volume de la partie épigée des fourmilières, sauf si l'on est exactement dans les mêmes conditions locales et au sein de la même espèce.

Les fourmis des bois possèdent en outre d'importantes facultés d'adaptation qui se manifestent parfois de manière curieuse comme par exemple dans le cas des dômes doubles (fourmilières constituées de deux dômes

accolés) ou d'autres formes surprenantes (fig. 15-16). Généralement, ces constructions irrégulières sont liées à des problèmes locaux causés par exemple par la croissance des arbres (fig. 17). Certains nids sont déformés pour éviter l'ombre ou les frottements des branches basses des conifères sous lesquelles ils sont installés. Dans d'autres cas, on assiste à l'élévation du dôme pour maintenir sa partie supérieure libre de végétation. Ce phénomène donne l'impression d'une course entre la végétation qui se développe sur les côtés de la fourmilière et les ouvrières qui cherchent à maintenir une insolation directe de la partie supérieure du dôme.

Pour une même espèce, le type de matériau de construction utilisé peut varier considérablement en fonction des éléments disponibles dans l'environnement de la fourmilière (fig. 18). Selon les conifères présents, les nids peuvent comprendre des aiguilles d'épicéa, de sapin blanc, de pin, de mélèze, etc. D'autres éléments sont parfois utilisés selon leur disponibilité locale, tels que des copeaux de bois, des gravillons (fig. 19), etc.

## Dynamique de la construction

Un élément important dans l'étude des fourmilières des fourmis des bois est l'investissement qu'une société consent pour la construction du nid, mais cette question a très peu été étudiée. Malgré les nombreux travaux publiés sur les fourmis des bois, presque aucune étude ne s'intéresse à ce sujet et les informations dont nous disposons sont très clairsemées. Il est établi depuis fort longtemps que les fourmis transportent activement le matériel destiné à la construction de la fourmilière (FOREL 1874, 1920). En revanche, les données concernant la qualité de ce matériel ainsi que les quantités transportées par les fourmis sont rares (PAVAN 1959). C'est l'occasion pour nous de présenter ici des données originales concernant *F. paralugubris*.

Au cours de nos différentes recherches, nous nous sommes intéressés aux proies récoltées par les fourmis des bois dans le contexte de la super-colonie de *F. paralugubris* du Jura vaudois (CHERIX 1981). L'un des principaux obstacles à l'étude des proies récoltées par les fourmis réside dans le choix d'une méthode permettant de comparer les résultats entre eux, sans provoquer de perturbations importantes et pouvant ainsi être répétée au cours de la saison d'activité. C'est CHAUVIN (1966) qui fut l'un des premiers à imaginer un collecteur automatique de proies pour les fourmis des bois. Adaptant son système au cas particulier du Jura suisse, nous avons développé une enceinte métallique souple entourant la fourmilière. Cette enceinte se compose de plaques d'aluminium de 2 m de long et de 30 cm de haut. Des passerelles en bois, de 5 cm de large, sont placées au niveau des pistes. Elles permettent aux ouvrières de quitter et de regagner la fourmilière (fig. 20). Pour éviter que les fourmis quittent ou rentrent au nid sans utiliser les passerelles, nous avons enduit l'enceinte métallique de margarine. Cette substance agit comme répulsif, cet effet étant provoqué par l'oxydation





Fig. 19



FIGURE 19 – Gros gravillons intégrés dans la construction de la fourmilière. – PHOTO CHRISTIAN BERNASCONI

FIGURE 20a, 20b – Etude des proies et du matériel ramenés au nid par les fourmis chez *Formica paralugubris*. A gauche: fourmilière entourée d'une enceinte qui canalise les ouvrières sur des passerelles. A droite: détail de l'enceinte et passerelle menant les fourmis dans un collecteur. – PHOTO DANIEL CHERIX

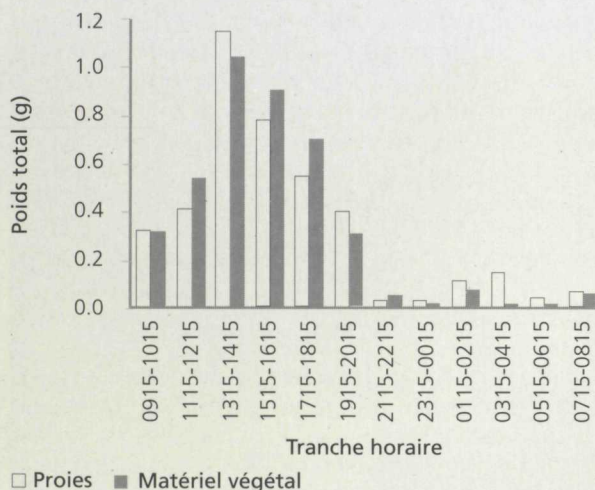


FIGURE 21 – Quantité de matériel (proies et matériel végétal) récolté dans un capteur sur 24 heures (= 12 heures de récolte effective), en début août, chez *F. paralugubris* dans le Jura suisse.

des acides gras à l'air (BARONI URBANI 1973). Pour récolter ce que les fourmis ramènent à la fourmilière, nous avons imaginé un collecteur qui consiste en une petite boîte de 10 cm de côté, percée de trous sur deux faces. Les trous d'un diamètre de 2.5 mm permettent aux ouvrières qui tombent dans ce capteur de ressortir après avoir laissé leur proie ou le matériel qu'elles transportent (fig. 20). Ce système se base sur le comportement de ces fourrageuses qui, lorsqu'elles arrivent dans la boîte relativement obscure, laissent tomber ce qu'elles tiennent entre les mandibules et sortent par les trous.

Nous avons ainsi équipé deux fourmilières avec ce système que nous avons utilisé au cours de 146 heures réparties tout au long de la saison d'activité (juin à octobre, expérience menée entre 1977 et 1979). Le capteur est utilisé par beau temps et mis en place pendant une heure pour éviter des perturbations trop importantes. Des expériences préliminaires nous ont permis de montrer que la tranche horaire 14 h 30-15 h 30 (heure locale) correspondait au maximum de récolte journalière aussi bien pour les proies que pour le matériel végétal. C'est ce créneau horaire qui a été retenu pour suivre l'activité des fourmis. Des expériences portant sur 24 heures ont également été menées: le capteur est laissé en place pendant une heure, puis retiré l'heure suivante, ce qui représente 12 h de récolte au total.

Le matériel végétal collecté se répartit en trois groupes principaux: les aiguilles de conifères, les brindilles ou branchettes et les autres pièces d'origine végétale. Nous ne parlerons pas ici des graines récoltées par les fourmis qui n'interviennent pas directement dans la construction du nid. Les proportions entre ces trois groupes, dans les conditions testées, sont les suivantes: 2/1/1. Elles peuvent varier suivant les conditions locales (perturbations, dégâts particuliers, etc.). La majorité des aiguilles transportées par les fourmis est du matériel sec récolté au niveau du sol. La taille des brindilles varie beaucoup et nous trouvons parfois de véritables «trons» pouvant facilement atteindre plus de 5 cm, mais la moyenne se situe entre 2 et 3 cm. La provenance de ce matériel est très diverse, mais les pièces d'épicéa dominant, cet arbre étant le conifère le plus abondant dans la zone d'étude. Les autres éléments végétaux sont aussi très variés: il s'agit



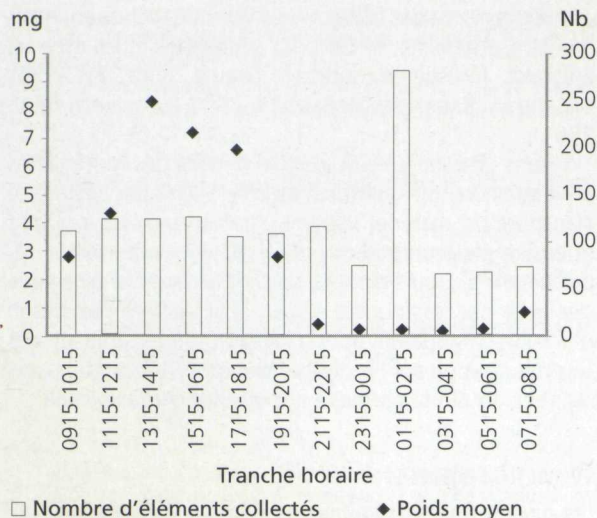


FIGURE 22 – Poids moyen des éléments végétaux collectés par les ouvrières d'une fourmière de *F. paralugubris* sur 24 heures (= 12 heures de récolte effective) dans le Jura suisse, et nombre total d'éléments ramenés par heure.

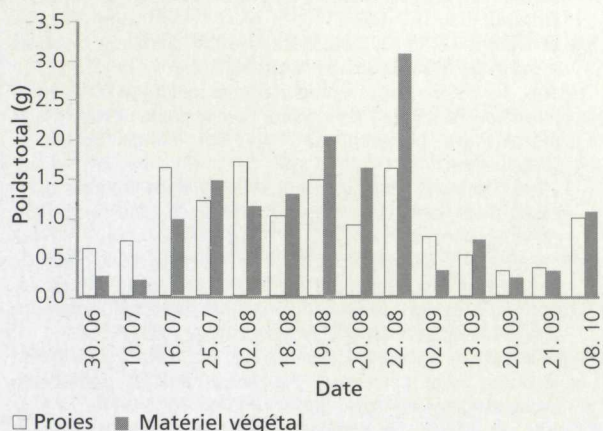


FIGURE 23 – Poids total du matériel collecté (probes et éléments végétaux) par les ouvrières d'une fourmière de *F. paralugubris*, pendant une heure d'activité (14h30-15h30, correspondant à la tranche horaire d'activité maximale) au cours de la saison d'activité, dans le Jura suisse.



le plus souvent de parties de plantes comme des fragments de tiges, mais aussi des lichens ou des bouts d'écorce. Dans une première série d'expériences réalisées sur une fourmière du début août à mi-octobre et représentant 39 heures de fonctionnement des capteurs, nous avons récolté 4475 proies et 5420 pièces de matériel végétal. Lors d'une seconde expérience, réalisée sur 24 heures (4-5 août), nous avons constaté que la proportion entre proies et pièces de matériel végétal ramenées à la fourmière ne varie pas au cours du temps (fig. 21). L'activité de fourrageage est principalement diurne, mais se poursuit tout de même durant la nuit si la température le permet. Dans des conditions normales en pleine période d'activité, les fourrageuses récoltent autant de proies que de pièces végétales servant à la construction du nid. Le poids moyen des éléments végétaux récoltés est de 3.9 mg par pièce et varie peu au cours de la journée (fig. 22), avec tout au plus une légère baisse du poids des éléments transportés pendant la nuit. Lors des expériences suivantes, nous nous sommes donc contentés de peser le matériel végétal sans le dénombrer. Même s'il s'agit d'une approximation, elle rend bien compte de l'activité des fourmis.

D'une manière générale, les fourmis récoltent du matériel de construction durant toute la saison d'activité, maintenant le nid dans des conditions optimales. En effet, le renouvellement permanent du matériel constitue la meilleure stratégie pour pallier à d'éventuels dégâts de la fourmière. En fin d'été, l'activité constructrice des fourmis passe par un maximum. A la fin du mois d'août (fig. 23), ou jusqu'à mi-septembre suivant les années, nous observons une récolte maximale de matériel de construction, dépassant celle des proies. Cette période pourrait correspondre aux «préparatifs» à l'hivernation des fourmis qui augmentent la couverture de la fourmière en prévision des précipitations automnales et hivernales relativement abondantes dans le Jura. Dans le climat rude de la zone d'étude, les conditions météorologiques peuvent vite se dégrader dès septembre, limitant alors l'activité des fourmis.

Nous avons procédé à une estimation de la quantité de matériel végétal récolté par les fourmis au cours d'une saison d'activité en nous basant sur l'approximation suivante: en une journée d'activité moyenne, les fourmis ramènent environ 2000 éléments végétaux sur une piste (= 2x le matériel collecté durant 12 heures lors de l'expérience du 4-5 août 1977). En considérant que la saison d'activité représente environ 100 jours (de juin à octobre, mais avec une activité plus faible dès septembre et durant les jours pluvieux), cela représente 200 000 éléments transportés sur une seule piste. Pour une fourmière de taille moyenne (hauteur 140 cm), avec 2 pistes (CHERIX 1981), cela représenterait environ 400 000 pièces de matériel végétal, soit environ 1.6 kg. On pourrait penser que le

FIGURE 24 – Résine de conifère amenée dans la fourmière par les ouvrières pour lutter contre les microorganismes. PHOTO DANIEL CHERIX



volume du nid devrait augmenter de façon significative. Ce n'est pas le cas pour une grande majorité des fourmilières. On sait que le matériel est constamment remanié par les ouvrières (KLOFT 1959), mais on constate que les nouveaux éléments apportés permettent tout simplement de remplacer l'ancien matériel qui se dégrade au cours du temps. Néanmoins, cela représente des quantités impressionnantes.

## la fourmilière dans l'écosystème forestier

Les fourmilières abritent une faune originale dont de nombreuses espèces myrmécophiles (voir revue de HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Du point de vue du fonctionnement de l'écosystème forestier, cette faune représente un intérêt tout particulier. Chez *F. aquilonia*, par exemple, la partie épigée du nid renferme une biomasse en vers de terre sept fois plus importante que celle du sol environnant (LAAKSO & SETALA 1997). Ceci est dû aux conditions favorables du nid (température, humidité, pH, nourriture), ajouté à un comportement non prédateur des fourmis vis-à-vis de ces invertébrés. Chacun y tire avantage étant donné que les vers de terre limitent probablement la croissance des moisissures et des champignons. La fourmilière abrite aussi une microfaune qui est constituée d'espèces consommant des bactéries ou des champignons. La microflore du nid, quant à elle, utilise spécifiquement les déchets de la nourriture des fourmis plutôt que le matériel du nid (POKARZHEVSKIJ 1981). Ainsi, il existe une communauté de décomposeurs propre au nid en comparaison à celle du sol (LAAKSO & SETALA 1998). Le matériel du nid se décompose donc plus lentement que celui du sol environnant, d'autant plus que le matériel est renouvelé régulièrement par les ouvrières. La résine est aussi un élément majeur rapporté au nid pouvant atteindre 44 % du matériel (fig. 24). Or, il semble que la résine réduise le nombre de certains représentants de la faune du sol comme les collembolles (LENOIR *et al.* 1999). Cependant, la résine, par ses propriétés anti-microbiennes, réduit significativement la croissance des microorganismes (bactéries et champignons) comme cela a été démontré à partir de matériel de nids de *F. paralugubris*, ces derniers pouvant contenir jusqu'à 20 kg de résine (CHRISTE *et al.* 2003). De plus, CHAPUISAT *et al.* (2007) ont montré que les fourmis qui utilisaient cette résine avaient un taux de survie supérieur lorsque confrontées à ces microorganismes. La durée de vie des adultes et des larves est ainsi augmentée.

Durant la période d'activité, la croissance des plantes sur la fourmilière est limitée par les activités de reconstruction et de ventilation mais aussi par d'autres facteurs comme le taux d'humidité relativement faible et l'effet anti-minéralisant de la résine (LENOIR *et al.* 1999). Finalement, une fourmilière est une sorte de «compost potentiel», c'est-à-dire que les processus de décomposition se mettent en place dès que les fourmis l'abandonnent (LENOIR *et al.* 2001). De cette façon, les fourmis fabriquent

et maintiennent des zones du sol forestier riches en nutriments. Cette niche, fertile pour les plantes et les espèces animales forestières, subsiste jusqu'à vingt ans après l'abandon (KRISTIANSEN & AMELUNG 2001, KRISTIANSEN *et al.* 2001).

Dans une super-colonie où la densité des fourmilières peut atteindre une quinzaine de fourmilières par hectare, le transport de matériel végétal par les ouvrières pourrait atteindre plusieurs millions d'aiguilles et de brindilles, représentant plusieurs dizaines de kilos de matière organique déplacée par les fourmis sur un seul hectare par saison d'activité. Il apparaît donc clairement que l'impact des fourmis des bois sur l'évolution des écosystèmes forestiers est sans doute de première importance (ADLUNG 1966).

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Janine Casewitz-Weulersse (Paris) pour sa lecture critique et ses commentaires.

## RÉFÉRENCES

- ADLUNG, K.G. 1966. A critical evaluation of the european research on use of red wood ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against harmful insects. *Z. Angew. Entomol.* 57: 167-189.
- BARONI URBANI, C. 1973. La communication chimique dans les sociétés de fourmis. *Image-Roche*. 56: 2-7.
- CEUSTERS, R. 1977. Social homeostasis in colonies of *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae): nestform and temperature preferences. *Proc. 8th Congr. of IUSSI, Wageningen*: 111-112.
- 1980. Données démographiques de diverses colonies polycaliques de *Formica polyctena* Foerst. *C. R. UIEIS Sect. française, Lausanne*: 31-60.
- CEUSTERS, R. & A. VAN FRAUSUM 1984. A la recherche d'une méthode courte et pratique pour l'évaluation de la densité de population dans les nids de *Formica polyctena* Foerster (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insect. Soc.* 1: 161-166.
- CHAPUISAT, M., A. OPLIGER, P. MAGLIANO & P. CHRISTE 2007. Wood ants use resin to protect themselves against pathogens. *Proceedings of the royal Society B* 274: 2013-2017.
- CHAUVIN, R. 1958. Le comportement de construction chez *Formica rufa*. *Insect. Soc.* 5: 273-286.
- 1959a. Contribution à l'étude de la construction du dôme chez *Formica rufa* II. *Insect. Soc.* 6: 1-11.
- 1959b. La construction du dôme chez *Formica rufa* III. *Insect. Soc.* 6: 307-311.
- 1960. Facteurs d'asymétrie et facteurs de régulation dans la construction du dôme chez *Formica rufa* IV. *Insect. Soc.* 7: 201-205.
- 1966. Un procédé pour récolter tout automatiquement les proies que les *Formica polyctena* rapportent au nid. *Insect. Soc.* 13: 59-68.
- CHERIX, D. 1981. Contribution à la biologie et à l'écologie de *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). Le problème des super-colonies. Thèse (non publiée), Univ. Lausanne: 212 p.
- 1982. Structure de la fourmilière de *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. rom. Entomol.* 1: 71-77.
- 1983. Intraspecific variations of alarm pheromones between two populations of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Mitt. Schweizer. Entomol. Gesellschaft* 56: 57-65.
- CHERIX, D., A. DEVENOGES, A. FREITAG, C. BERNASCONI & A. MAEDER 2007. Premier recensement des fourmis des bois (groupe *Formica rufa*) au Parc National Suisse. *Nationalpark-Forschung in der Schweiz* 94: 69-79.



- CHERIX, D., A. FREITAG & A. MAEDER 2006. *Les fourmis des bois du Parc jurassien vaudois*. Parc jurassien vaudois & Musée de zoologie, Lausanne, 120 p.
- CHERIX, D., A. MAEDER, C. BERNASCONI, G. CASTELLA & A. FREITAG 2003. Red wood ants: new species and new questions. *Ins. Soc. Life* 5: 47-54.
- CHRISTE, P., A. OPPLIGER, F. BANCALA, G. CASTELLA & M. CHAPUISAT 2003. Evidence for collective medication in ants. *Ecology Letters* 6: 19-22.
- COENEN-STASS, D., B. SCHAARSCHMIDT & I. LAMPRECHT 1980. Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena*. *Ecology* 61: 238-244.
- COTTI, G. 1996. A bibliography of the *Formica rufa* group (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc. Life* 1: 133-136.
- DLUSSKY, G.M. 1967. Ants of the genus *Formica* (Hymenoptera Formicidae, g. *Formica*). *Inst. Anim. Morph. Acad. Sci. USSR, Moscou*: 1-236.
- FOREL, A. 1874. Les fourmis de la Suisse. Systématique, notices anatomiques et physiologiques, architecture, distribution géographique, nouvelles expériences et observations de mœurs. *Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Ges. Gesamten Naturwiss.* 26: 1-452.
- 1897. Ants' nests. *Int. J. Microsc. Nat. Sci.* 16: 347-381.
- 1920. *Les fourmis de la Suisse. Systématique, notices anatomiques et physiologiques, architecture, distribution géographique, nouvelles expériences et observations de mœurs*. Seconde édition revue et corrigée, Imprimerie Coopérative, La Chaux-de-Fonds, XVI + 333 p.
- GILEV, A.V. 2000. Unusual nests of red wood ants (*Formica*, Hymenoptera, Formicidae). *Zoologicheskij Zhurnal* 79: 1202-1206.
- GOROPASHNAYA, A.V., V. B. FEDOROV & P. PAMILO 2004. Recent speciation in the *Formica rufa* group ants (Hymenoptera, Formicidae): inference from mitochondrial DNA phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 198-206.
- GÖSSWALD, K. 1932. Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes. *Z. Wiss. Zool.* 142: 1-156.
- 1978. Zur Klassifizierung, Bonitierung und Auswertung von Waldameisen-Nestern. *Waldhygiene* 12: 193-256.
- 1989. *Die Waldameise. Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten*, Band 1. Aula-Verlag, Wiesbaden, 660 p.
- HÖLDOBLER, B. & E. O. WILSON 1990. *The ants*, Springer-Verlag, Berlin, 732 p.
- HUBER, P. 1810. *Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes*. J. J. Paschoud, Paris, XIII + 328 p.
- KLIMTEK, D. 1973. Die Variabilität der Standortansprüche hügelbauender Waldameisen der *Formica rufa* Gruppe. *Mitt. Bad. Landesver. Naturschutz* 11: 9-25.
- KLIMTEK, D. & WELLENSTEIN 1970. Vorkommen und Verbreitung hügelbauende Waldameisen der *Formica rufa* Gruppe (Hymenoptera: Formicidae) im Baden Württemberg. *Allg. Forst und Jagdzeitung* 9.
- KLOFF, W. 1959. Zur Nestbautätigkeit der Roten Waldameise. *Waldhygiene* 3: 94-98.
- KNEITZ, G. 1964. *Untersuchungen zum Aufbau und zur Erhaltung des Nestwärmehaushaltes bei Formica polyctena Foerst.* (Hymenoptera: Formicidae). Doctoral Dissertation, Bayerische Julius-Maximilians-Universität, Würzburg. 156 p.
- KRISTIANSEN, S.M. & W. AMELUNG 2001. Abandoned anthills of *Formica polyctena* and soil heterogeneity in a temperate deciduous forest: morphology and organic matter composition. *European Journal of Soil Science* 52: 355-363.
- KRISTIANSEN, S.M., W. AMELUNG & W. ZECH 2001. Phosphorus forms as affected by abandoned anthills (*Formica polyctena* Forster) in forest soils: sequential extraction and liquid-state P-31-NMR spectroscopy. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 164: 49-55.
- KUTTER, H. 1961. Bericht über die Sammelaktion schweizerischer Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe. *Schweiz. Zeitschr. Forstwesen* 112: 788-797.
- 1962. Bericht über die Sammelaktion schweizerischer Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe 1960/61. *Waldhygiene* 4: 193-202.
- 1977. *Insecta Helvetica Fauna. 6: Hymenoptera Formicidae*. Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Zürich, 298 p.
- LAASKO, J. & H. SETALA 1997. Nest mounds of red wood ants (*Formica aquilonia*): hot spots for litter-dwelling earthworms. *Oecologia* 111: 565-569.
- 1998. Composition and trophic structure of detrital food web in ant nest mounds of *Formica aquilonia* and in the surrounding forest soil. *Oikos* 81: 266-278.
- LENOIR, L., J. BENGTSSON J. & T. PERSSON 1999. Effects of coniferous resin on fungal biomass and mineralisation processes in wood ant nest materials. *Biology and Fertility of Soils* 30: 251-257.
- LENOIR, L., J. BENGTSSON J. & T. PERSSON 2001. Wood ant nests as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralisation. *Biology and Fertility of Soils* 34: 235-240.
- MAYR, G. 1855. *Formicina austriaca*. Beschreibung der bisher im österreichischen Kaiserstaate aufgefundenen Ameisen, nebst Hinzufügung jener in Deutschland, in der Schweiz und in Italien vorkommenden Arten. *Verh. Zool. Bot. Ver. Wien* 5: 273-478.
- OTTO, D. & D. PARASCHIVESCU 1968. Zur Verbreitung der Arten der *Formica rufa* Linnaeus Gruppe. II – Die hügelbauenden *Formica* Arten in der sozialistischen Republik Rumänien. *Beitr. Ent.* 18: 693-698.
- PAMILO, P., D. CHAUTEMS & D. CHERIX 1992. Genetic differentiation of disjunct populations of the ants *Formica aquilonia* and *Formica lugubris* in Europe. *Insect. Soc.* 39: 15-29.
- PAVAN, M. 1959. Attività italiana per la lotta biologica con formiche del gruppo *Formica rufa* contro gli insetti dannosi alle foreste. *Collana Verde* 4: 1-79.
- 1981. Utilità delle formiche del gruppo *Formica rufa* (2a edizione aggiornata). *Collana Verde* 57: 1-99.
- POKARZHEVSKIJ, A.D. 1981. The distribution and accumulation of nutrients in nests of ant *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Pedobiologia* 21: 118-124.
- RAIGNIER, A. 1948. L'économie thermique d'une colonie polycallique de la fourmi des bois (*Formica rufa polyctena* Foerst.). *La Cellule* 51: 279-367.
- REAUMUR, R.A. DE 1928. Histoire des fourmis. Unpublished manuscript in the Archives de l'Académie des Sciences Paris, from l'*Histoire des Insectes*, written in 1742-1743, Paris, 116 p.
- ROSENGREN, R. & D. CHERIX 1981. The pupa-carrying test as a taxonomic tool in the *Formica rufa* group. In: Howse, P. E. et Clément J. L. (Eds) *Biosystematics of social insects*. Academic Press, London and New York: 263-281.
- ROSENGREN, R., W. FORTELIUS, K. LINDSTRÖM & A. LUTHER 1987. Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 24: 147-155.
- STEINER, A. 1924. Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise (*Formica rufa*, var. *rufopratensis* For.). *Zeitschrift vergl. Physiol.* 2: 54-56.
- WASMANN, E. 1909. Zur Kenntniss der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. III. Verzeichniss der Ameisen von Luxemburg, mit biologischen Notizen. *Arch. Inst. Grand Ducal Luxemb.* 4: 1-114.
- WISNIEWSKI, J. 1967. Die Zusammensetzung des Baumaterials der Nesthügel von *Formica polyctena* im Kieferwäldern. *Waldhygiene* 7: 117-121.
- ZAHN, M. 1958. Temperatursinn, Wärmehaushalt und Bauweise der Roten Waldameisen (*Formica rufa* L.). *Zool. Beitr.* 3: 127-194.





